

Wandel der Vorstellungen von der Frühevolution der Mollusken, besonders der Gastropoda und Cephalopoda

KLAUS BANDEL, Erlangen*

Mit 13 Abbildungen im Text

Abstract: The ancestors of the molluscs are still unknown. Arguments in favour of flatworm-relationship are just as valid as those proposing segmented annelid-like worms as their closest relatives. The earliest molluscs lived before the onset of the Cambrian; but only at the end of this period the now existing classes of conchifers made their first appearance. Early and Middle Cambrian molluscan fossils are problematic. The hyoliths, for example, show relations to such fossils as *Salterella* and *Volborthella*, while closest living relatives can be found among tube-building annelids. Scars produced by tissue attached to the shell are of no use in the reconstruction of molluscan phylogeny, but a very useful tool in the analysis of the function regarding the body in interaction with its shell. The ontogenesis of the shell and muscles attached to it in recent *Fissurella* (archaeogastropod) is presented as an example. Well known ontogenies in recent molluscs can aid to the reconstruction of fossils, demonstrated by some fossil gastropods. The interaction of soft and hard tissues, the function and structure of the shell of recent molluscs enables us to interpret the fossil forms, as for example the Lower Devonian coleoid cephalopods from the Hunsrück Schiefer. Reconstruction of the course of evolution is only possible, if information on living molluscs is integrated into historical data provided by the fossils.

Kurzfassung: Es ist noch völlig offen, wie die Vorfahren der Mollusken organisiert waren, ob sie eventuell plattwurmartig oder annelidenartig aufgebaut waren. Sie lebten schon vor Beginn des Kambriums, doch erst mit Ende des Kambriums treten die noch heute existierenden Klassen der conchiferen Mollusken auf. Unter- und mittelmambrische, den Mollusken zugeordnete Fossilreste sind meist problematisch, wie am Beispiel der Hyolithen aufgezeigt wird. Diese besitzen Beziehungen zu Salterellen und Volborthellen und stellen wahrscheinlich röhrenbildende Ringelwürmer dar. Narben auf der Innenoberfläche von Molluskenschalen, die an Orten der Anhängung des Weichkörpers an das Skelett entstehen, können nicht zur Rekonstruktion der Phylogenese genutzt werden, sondern nur zur Deutung der Funktion des Organismus im Zusammenspiel zwischen Schale und Weichkörper. Das wird am Beispiel der Ontogenese einer rezenten *Fissurella* (Archaeogastropode) erläutert. Gut bekannte Ontogenesen rezenter Mollusken können hingegen bei der Fossilausdeutung behilflich sein, wie am Beispiel einiger Gastropoden verdeutlicht wird. Das Zusammenwirken des Weichkörpers mit der Schale, die Funktion und Struktur der Schale rezenter Mollusken ermöglichen die Interpretation fossiler Formen, wie die unterdevonischen coleoiden Cephalopoden des Hunsrückschiefers zeigen. Die Rekonstruktion des Evolutionsablaufes ist nur dann möglich, wenn die aus der rezenten Molluskenfauna gewonnene Information mit den historischen Daten des Fossilbefundes verknüpft wird.

Die Schalen von Mollusken gehören mit zu den ältesten Körperfossilien, die man aus der geologischen Vergangenheit kennt. Vom oberen Kambrium an sind Vertreter der rezenten Klassen Gastropoda, Bivalvia und Cephalopoda sowie der fossilen Klassen Bellerophonitida und Rostroconchia mit eindeutigen Fossilien belegt. Wenig später, im Ordovizium, kommen Reste von Scaphopoda und Polyplacophora hinzu.

Schwieriger wird es, wenn die Frage zu beantworten ist, wo denn diese verschiedenen Klassen der Mollusken zusammenlaufen und welches ihre gemeinsamen Vorfahren sind. Das führt

* Anschrift des Verfassers: Dr. KLAUS BANDEL, Institut für Paläontologie der Universität, Loewenichstraße 28, D-8520 Erlangen.

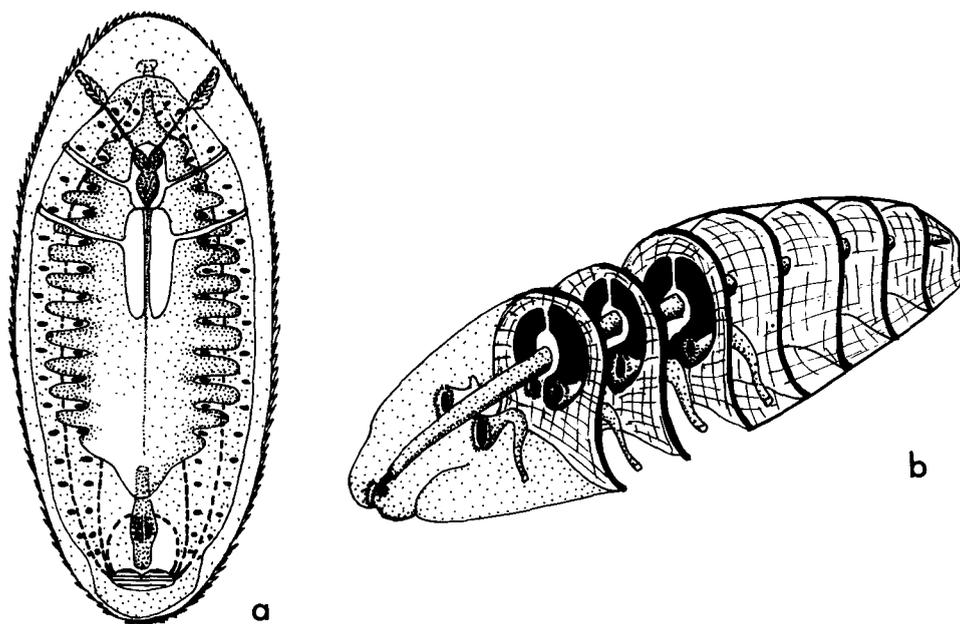


Abb. 1. Hypothetische Urmollusken umgezeichnet a) nach SALVINI-PLAWEN (1969); b) nach BONIK et al. (1977).

Fig. 1. Hypothetical archimollusc redrawn from a) SALVINI-PLAWEN (1969) and b) BONIK et al. (1977).

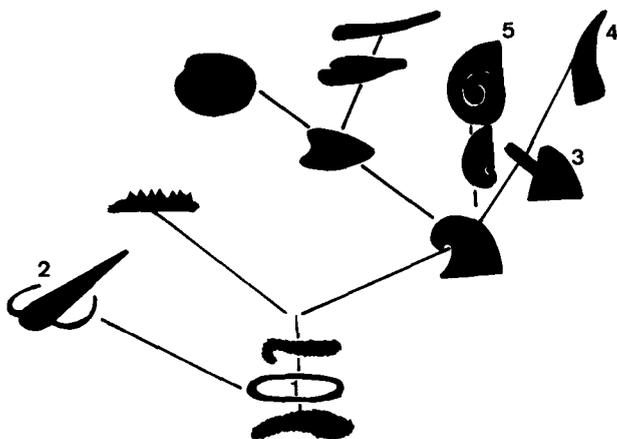


Abb. 2. Leicht veränderte Darstellung der Molluskenentwicklung im Kambrium, wie sie von POJETA (1980) vorgestellt wurde. 1 = Urmollusk, 2 = Hyolithen, 3 = Yochelcionellen, 4 = Cephalopoden, 5 = Schnecken.

Fig. 2. Slightly altered presentation of the development of molluscs during the Cambrian following the interpretation of POJETA (1980). 1 = archimollusc, 2 = hyoliths, 3 = yochelcionellids, 4 = cephalopods, 5 = gastropods.

uns zurück zu der ebenfalls problematischen Ausgangsform der Mollusken insgesamt, die im praktisch fossilfreien Präkambrium gelebt haben muß. Zu dieser Frage gibt es gegenwärtig zwei ausgearbeitete Theorien (weitere wären ebenfalls möglich), bei der in der einen von plattwurmähnlichen Vorfahren ausgegangen wird (SALVINI-PLAWEN 1969), in der anderen von ringelwurmähnlichen Stammvätern hergeleitet wird (GUTMANN 1974). Während in der ersten Theorie der Vorfahr der Mollusken ein nicht coelomater (mesenchymatischer), abgeflachter, sohlenkriechender, nicht segmentierter Wurm mit blind endendem Darm ist (Abb. 1a), ist im zweiten Fall der Vormollusk ein segmentierter, coelomater Wurm mit durchgehendem Darm (Abb. 1b). Die beiden Theorien sind völlig unvereinbar; eine Entscheidung erscheint vorerst nicht möglich.

Wie auch immer der erste Mollusk ausgesehen haben mag, er sollte bereits vor dem Kambrium existiert und eine Radula besessen haben. Aus dem untersten Kambrium kennt man nämlich Körperfossilien, die den Mollusken zuzuordnen sind (Abb. 2).

Die Gehäuse der ersten den Mollusken zugeordneten Fossilien sind einfach napfförmig. Wahrscheinlich war die Schale in ihrem Aufbau aragonitisch, und es ist sogar gut möglich, daß schon die beiden typischen, heute nur bei den Mollusken auftretenden Strukturtypen der Kreuzlamelle und der Perlmutter hier nebeneinander oder miteinander vorkamen. Zur Zeit des oberen Kambriums nämlich sollte sich das heutige Bild im wesentlichen bereits herausgeformt haben, mit einer quer durch die Klassen verlaufenden Trennlinie zwischen Perlmutter einerseits und Kreuzlamelle andererseits (Abb. 3).

Kalzitische Gehäusestrukturen sind bei Mollusken der verschiedenen systematischen Gruppierungen wiederholt neu entstanden und nicht anders aufgebaut als gleichartige Strukturen bei Schalen anderer Invertebraten wie etwa Bryozoen, Sedentaria unter den Anneliden und Brachiopoden.

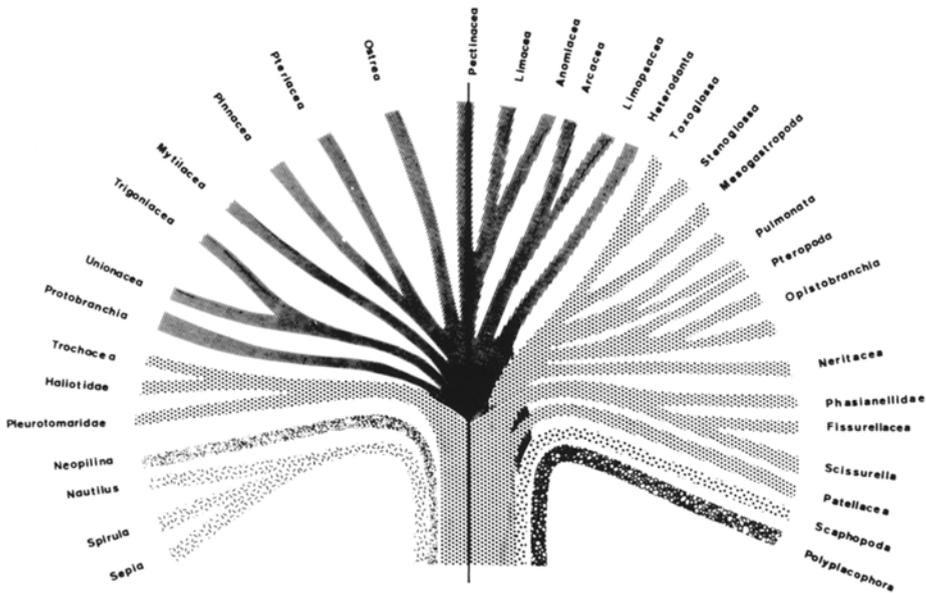


Abb. 3. Schema, in welchem – durch eine Mittellinie getrennt – links Mollusken mit Perlmutterstruktur und rechts mit Kreuzlamellenstruktur dargestellt sind (aus BANDEL 1981).

Fig. 3. In this graph a median line divides molluscs with nacreous shell structure from those with crossed lamellar shell structure (from BANDEL 1981).

Fossil sind aragonitische Strukturen nur selten erhalten und deshalb nur von zweitrangigem Wert für die systematische Einordnung zweifelhafter Mollusken. Größte Vorsicht sollte auch dort geboten sein, wo kalzitische Strukturen im Fossil auf aragonitische Ursprungstypen zurückgeführt werden, wie dies für Tentakuliten durch BLIND (1969), für Hyolithen durch RUNNEGAR et al. (1975), für Muscheln durch CARTER & TEVESZ (1978) erfolgte. In der Regel verschwinden die Aragonitstrukturen bei ihrer Umwandlung in Kalzit vollständig, oder sie verändern sich bei der Umwandlung in Kalzit so, daß leicht Fehlinterpretationen auftreten können (DULLO 1982).

Greifen wir aus den unter- und mittelkambrischen Mollusken des Stammbaumes von POJETA (1980) (Abb. 2) einmal einen Ast heraus und betrachten ihn etwas genauer: Die Hyolithen, die im frühen Kambrium in Erscheinung treten, hier sehr häufig sind, dann allmählich seltener werden und schließlich im Perm wieder verschwinden, haben die Beachtung zahlreicher Paläontologen auf sich gezogen (für Literatur siehe MAREK & YOCHELSON 1976). Im Unterkambrium gesellen sich diesen konischen Makrofossilien noch andere, ähnlich geformte Fossilreste zu wie *Salterella* und *Volborthella*. Letztere hat bereits eine abwechslungsreiche Deutungsgeschichte hinter sich, weil in ihr lange der Ursprung der Cephalopoden vermutet wurde (SCHINDEWOLF 1934). Diese Hypothese wurde von YOCHELSON (1977) im Detail widerlegt, aber schon GLAESSNER (1976) hatte gezeigt, daß die vermeintlichen Kammern dieses Fossils ursprünglich nicht hohle, sondern gefüllte Strukturen darstellten. GLAESSNER interpretierte *Volborthella* als Verankerung und Gehäuse eines anneliden Wurmes.

YOCHELSON (1977) verknüpfte die aus sandig-siltigem Material agglutinierte *Volborthella* mit der vornehmlich kalkig zusammengesetzten *Salterella*. Um beide Gattungen herum schuf er einen neuen Stamm der Invertebraten, den er Agmata nannte. Die Hyolithen beließen MAREK & YOCHELSON (1976) innerhalb der Mollusken, DZIK (1981) sah sie in der Verwandtschaft der er-

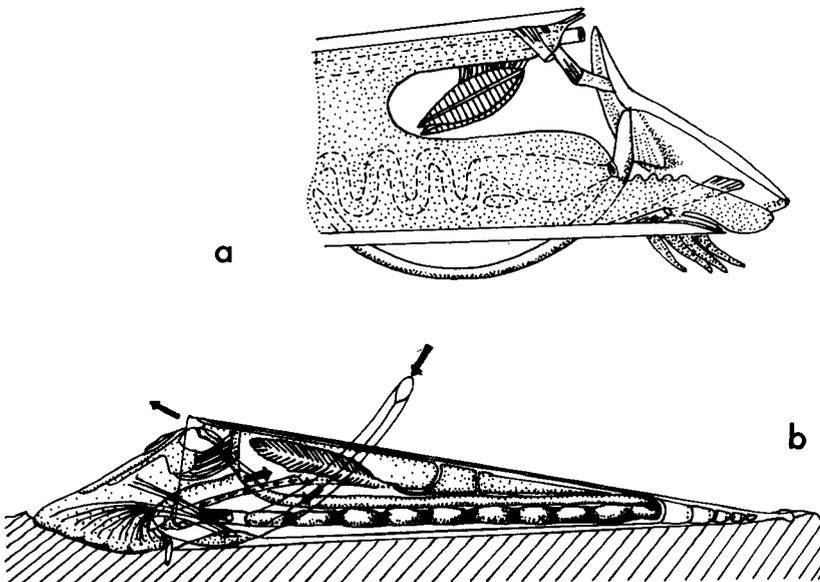


Abb. 4. Rekonstruktionen von Hyolithen als Mollusken umgezeichnet nach a) MAREK & YOCHELSON (1976), b) DZIK (1980).

Fig. 4. Reconstruction of hyoliths as molluscs, redrawn from a) MAREK & YOCHELSON (1976), b) DZIK (1980).

Abb. 5. In Außenansicht die Ontogenese von *Hyolithes kingi* aus dem oberen Unterkambrium am Toten Meer. Links Embryonal- und Jugendschale, Mitte Adultschale mit exzeptionell vollständiger Erhaltung, rechts übliche Adultröhre mit abgebrochenem Apikalteil, welcher einer *Salterella* entspricht.

Fig. 5. Outer morphology of the shell of *Hyolithes kingi* from the Upper Lower Cambrian of the Dead Sea. Earliest ontogenetic stage and juvenile at the left; exceptionally completely preserved adult shell at centre; and usual adult shell at the right. The broken off apical portion of this shell is a *Salterella*.

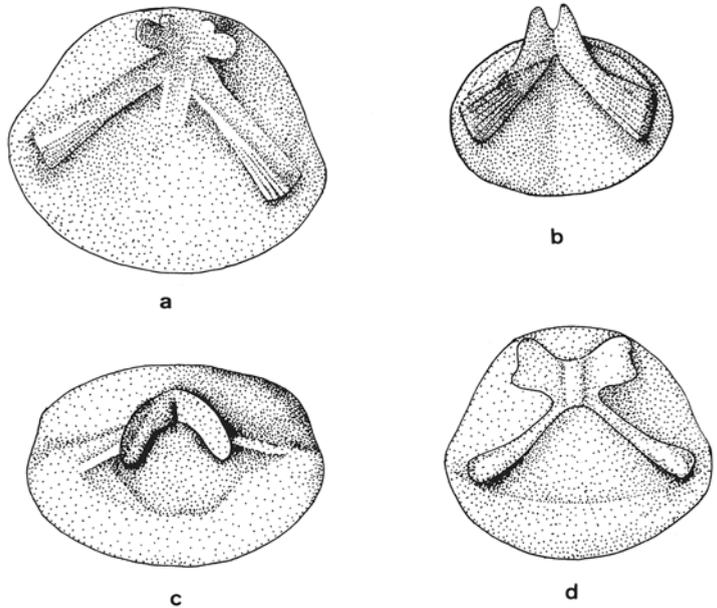
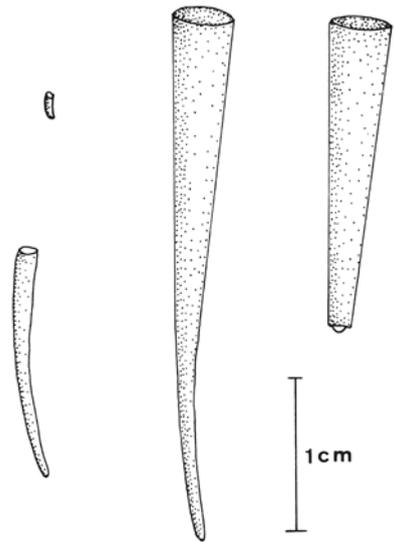


Abb. 6. Deckel verschiedener Hyolithen (a, b, c), umgezeichnet nach MAREK (1974, 1975, 1976); d) von *Hyolithes kingi* aus dem oberen Unterkambrium am Toten Meer in Innenaufsicht.

Fig. 6. Opercula of different hyoliths (a, b, c) redrawn from MAREK (1974, 1975, 1976); d) lid of *Hyolithes kingi* from upper Lower Cambrian of the Dead Sea seen from the inside of the shell.

sten Cephalopoden, während RUNNEGAR (1980) in ihnen dann Vertreter eines eigenen Stammes der Invertebraten vermutete. Sogar die Weichteile dieser fossilen Organismen wurden rekonstruiert (Abb. 4a, b).

Eine sehr gut erhaltene Fauna eines *Hyolithes kingi* vom oberen Unterkambrium am Toten Meer ermöglichte die Auflösung dieses verworrenen Interpretationsrätsels. Schon BLANKENHORN hatte vor dem Ersten Weltkrieg hier Material gesammelt, und E. & R. RICHTER (1936) hatten daraus *Hyolithes kingi* beschrieben. Alle Ontogenesestadien sowie Röhre und Deckel im Verbund sind in diesem Vorkommen in großer Zahl gut erhalten. Es zeigte sich, daß beim Wachstum, ausgehend von etwa 0,2 mm breiten konischen, blind endenden Röhrenchen bis zu 3,5 cm langen Adultgehäusen, Salterellen mit dem für diese Fossilien ganz typischen Aufbau produziert wurden (Abb. 5).

Während der hintere Bereich der Wohnröhre in der Regel mehrfach von Septen geschlossen wurde und meist abbrach, war der vordere Teil ein typischer Hyolith mit dem charakteristischen Deckel (Abb. 6). Dies beweist die Zusammengehörigkeit von *Hyolithes* und *Salterella*. Damit ist eine einzige Organismengruppe verantwortlich für die Produktion der konischen Makrofossilien des oberen Unterkambriums.

DZIK (1978) hat aus kambrischen und ordovizischen Geschieben Gebilde herausgelöst, die er als die Embryonal- und Larvalgehäuse der Hyolithen deutete. Er stellte eine große Ähnlichkeit dieser Gebilde mit Gastropodengehäusen fest. Wahrscheinlich aber handelt es sich hierbei um Steinkerne, unterschiedlich stark, mit Schalenanlagerungen verstärkter apikaler Gehäuselumina von Hyolithen, wie sie sich im Material vom Toten Meer zeigten (Abb. 7).

Suchen wir unter rezenten Organismen Arten, die ein ähnlich gebautes Gehäuse produzieren, wie es *Hyolithes kingi* hatte, so werden wir bei anneliden Würmern fündig. Hier besitzen

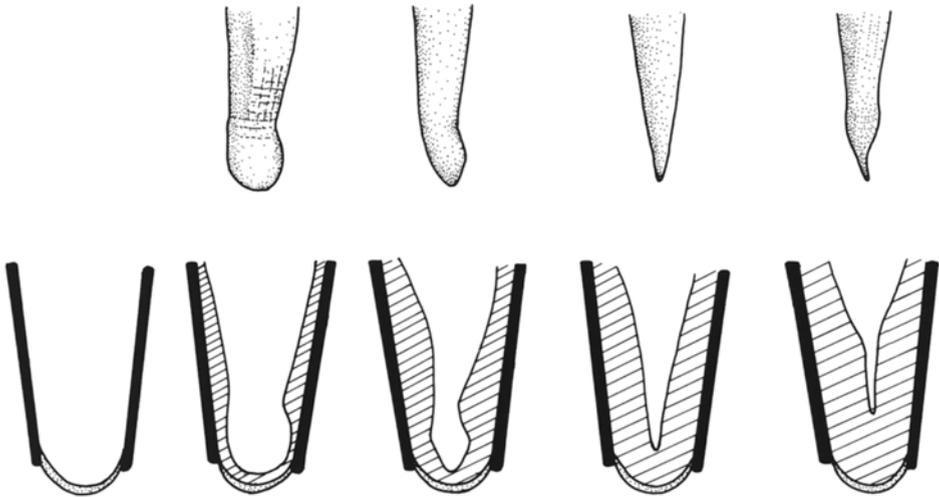


Abb. 7. Apikale Röhrenabschnitte von *Hyolithes kingi* sind unterschiedlich stark mit Schalenanlagerungen verfüllt, bis schließlich eine *Salterella* mit zentralem Röhrenchen entstanden ist. Steinkerne solcher Röhrenden ergäben »Larvalschalen«, wie von DZIK (1978 und 1980) abgebildet und hier über die *Hyolithes kingi*-Röhren umgezeichnet.

Fig. 7. Apical portions of the shell tube of *Hyolithes kingi* have become filled with cone-like shell additions. The final result of these secondary deposits is a *Salterella* with a central tube and, in its typical form, preserved growth lines. Internal molds of such inner tube ends produce "larval conchs" as those illustrated by DZIK (1978 and 1980) and here redrawn above the *Hyolithes kingi* tubes.

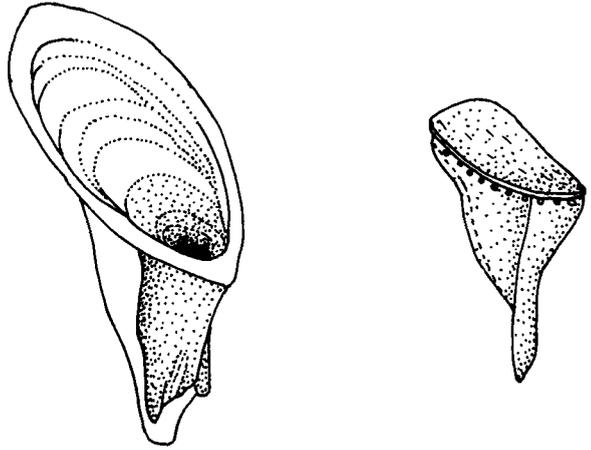


Abb. 8. Eine Auswahl von Deckeln rezenter Annelida (Sedentaria, Spirorbinae).
 Fig. 8. A selection of opercula of recent annelid tube worms from the Spirorbinae.

viele Arten Deckel, die denen der Hyolithen stark ähneln, viel stärker als irgendwelche Gastropodendeckel (Abb. 8). Die Funktion des löffel- oder stielartigen Fortsatzes wird nun auch klar, denn hier sitzt bei den Anneliden der deckelabscheidende und -haltende umgewandelte Tentakel an (Abb. 9). Die Gehäusegestalt ist der von *Ditrupa* ähnlich, welche ein kalzitisches Röhrchen ausscheidet, das in seiner Form einem *Dentalium* gleicht und auch sehr häufig mit Scaphopodengehäusen verwechselt wird. *Ditrupa* ist ein Weichbodenbewohner, der seinen Wohnort wechseln und sich aus einer Sedimentüberschüttung befreien kann. Das Tier benutzt hierzu seine deckelbewehrte Tentakelkrone. In ganz ähnlicher Weise hat sich wohl auch *Hyolithes kingi* auf dem Kalksandboden des unterkambrischen Meeres bewegt. *Hyolithes*, *Salterella* und *Volborthella* sind somit bei den Anneliden viel besser aufgehoben als bei den Mollusken. Septen, wie sie *Hyolithes kingi* während der Ontogenese wiederholt in seine Röhre einfügte, werden bei rezenten röhrenbewohnenden Würmern ebenfalls oft in den Köcher eingefügt. Solche Septen können uhrglasförmig geschlossen sein, sie können aber auch einen Porus aufweisen, oft mit nach hinten umgebogenem Rand. Dies beruht darauf, daß bei vielen röhrenbewohnenden Anneliden der hintere Körperteil viel schmaler ist als der vordere. Er kann, wenn das Tier Kot ausscheidet, nach vorne vor die Röhrenmündung gestreckt werden, ist sonst nach hinten ausgerichtet und besitzt oft Krallen, mit denen er den Körper ganz hinten in der Röhre verankert. Röhrenförmige Gehäuse mit Septen, die manchmal von einem Porus durchsetzt sind, entstehen also auch bei Würmern (MÜLLER 1963) und sind nicht unbedingt den Cephalopoden zuzuordnen (BLIND 1969).

Betrachtet man andere unterkambrische Fossilien, die den Mollusken angegliedert werden, so fällt das sehr frühe Auftreten der Gastropoden auf (Abb. 2). Dies überrascht und weckt Zweifel, da sichere Gastropoden wie Cephalopoden und Muscheln erst mit dem obersten Kambrium festzustellen sind. Falls also bereits an der Grenze vom Präkambrium zum Kambrium Gastropoden aufträten, wie dies RUNNEGAR (1982) meint, dann sollten conchifere Mollusken bereits im Präkambrium entstanden sein. Das legt die Frage nach einem sicheren Kriterium zur Erkennung eines Gastropodengehäuses nahe. Das rezentbiologische Hauptkriterium von Gastropoden ist die Torsion des Weichkörpers (GÖTTING 1974, YOCHELSON 1978). Die Annahme, daß sich die Weichkörpertorsion an der Innenoberfläche der Schale in Gestalt von Muskelansatznarben abprägen würde, wie RUNNEGAR (1981) vermutet, läßt sich jedoch nicht stützen (BAN-

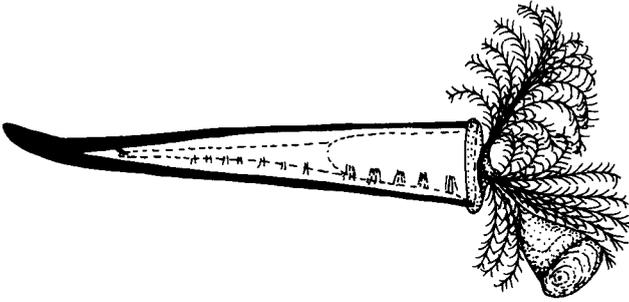


Abb. 9. Mögliche Rekonstruktion von *Hyolithes kingi* als röhrenbewohnender segmentierter Wurm, ähnlich der rezenten *Ditrupe*.

Fig. 9. Reconstruction of *Hyolithes kingi* according to a modell derived from recent tube living segmented worms similar to *Ditrupe*.

DEL 1982), was am Beispiel einer Archaeogastropoden-Ontogenese verdeutlicht sei (Abb. 10).

Bei Fissurelliden wird, wie bei allen Archaeogastropoden, zuerst ein rein organisches Gehäuse ausgeschieden, in welches der Weichkörper über zwei Muskelbündel eingehängt wird. Diese nehmen ihre Funktion als Retraktormuskeln auf, sobald sich das Mantelgewebe von der Primärschale getrennt hat. Erst anschließend wird das bilateralsymmetrische Gehäuse trochospiralig verformt, ohne daß sich hierbei die Lage der Muskeln verändert hätte. Bei der Verformung des Gehäuses zwischen über beide Muskeln eingehängtem Eingeweidesack innen und Operculum-Fuß außen spielt der Ansatzort beider Muskeln eine gewichtige Rolle bei der Festlegung der Gehäusegestalt (Abb. 10a, b).

Nach der Verformung wird das Gehäuse mineralisiert, gleichzeitig wird ein Muskel resorbiert, und nur der Columellarmuskel verbleibt. Das Tier nimmt eine kriechende Lebensweise auf, frißt zum ersten Mal und wächst in der Folge zu einem Jungtier mit einem trochospiraligen Gehäuse heran. Bei Störung zieht der Columellarmuskel den Weichkörper in die Schale hinein, und das auf dem Fußrücken gelegene Operculum schließt die Öffnung (Abb. 10c).

Mit der Ausbildung des Schlitzes am äußeren Mündungsrand wird ein zweiter Muskel angelegt, so daß der Weichkörper beiderseits des Schlitzes der Schale ansitzt. Das Operculum wird abgestoßen, und die Schale wächst aus der trochospiraligen Gestalt zur Napfschale aus. Neben dem paarigen Muskel werden weitere vom Fuß zur Schale verlaufende Muskelbündel differenziert, die in einer hufeisenförmigen Narbe der Schale ansitzen. Beim ausgewachsenen Tier kann dieser Muskelring in einzelne Bündel zerlegt werden, so daß die Hufeisennarbe in eine Serie paariger Ansatznarben zerfällt (Abb. 10d, e).

All dies geschieht am gleichen, ohne Muskeleinfluß durch Wuchsprozesse der Körperschichten tordierten Tier und spiegelt nur die funktionellen Beziehungen vom Körper zur Schale wider. Der Doppelmuskel des Primärgehäuses dient dem Rückzug in die Schale, aber gleichzeitig auch deren Verformung. Im trochospiraligen Gehäuse wird nur ein Retraktor zum Rückzug ins Gehäuse der Schale angesetzt. Nach Verlust des Operculums und der Ausbildung eines Schlitzes zieht das Tier die Schale auf das Substrat herab und baut entsprechend die Verbindung zur Schale um. Der angesaugte Fuß kann schließlich das Gehäuse optimal herabziehen, was bei kleiner napfförmiger Schale über ein Muskelband, bei größerer Schale besser über paarige Muskelbündel gelingt.

Aus dem überprüfbareren Ontogenesegeschehen bei Fissurellen ergibt sich eindeutig, daß Muskelansätze an die Schale bzw. die daraus resultierenden Narben gut die Funktion der Schale erkennen lassen, daß ihnen aber keine systematische Aussage zukommt. Es lassen sich zahlrei-

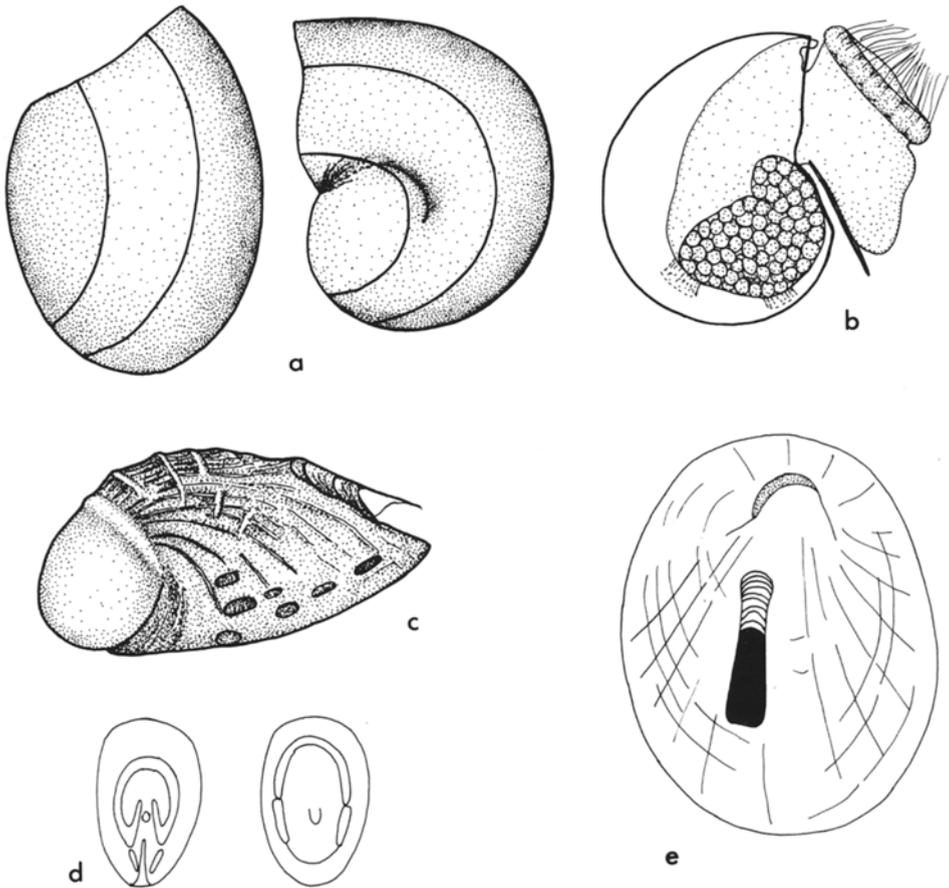


Abb. 10. Ontogenese einer Fissurellidenschale. a) Die bilateral-symmetrische organische Schale wird vor der Mineralisierung verformt. b) Die Verformung erfolgt zwischen mit Muskeln angesetztem Eingeweidesack innen und Fuß-Operculum außen. c) Das Jugendgehäuse ist trochospiralig und nur mit einem Kolumellarmuskel mit dem Weichkörper verbunden. d) Im Adultus wächst die Schale zur Napfform aus; es bildet sich ein ringförmiger Muskelansatz, der später in Bündel zerlegt werden kann. e) Jugendlicher Adultus einer Fissurellide mit Napfschale und sekundär lochförmigem Schlitz.

Fig. 10. Ontogenesis of the conch of fissurellids. a) The organic shell at first is bilaterally symmetrical and becomes deformed prior to mineralization. b) Deformation of the shell occurs between the muscle attached visceral mass on the inside and foot-operculum on the outside. c) The conch of the juvenile is trochospirally coiled and attached to the soft body only by one columellar muscle. d) In the adultus the conch grows into limpet-shape while a ring-like muscle attachment is formed, which during later life can be differentiated into separate bundles. e) Juvenile adult form of a fissurellid with limpet-shaped conch and slit that has become closed to form a foramen.

che Beispiele aus anderen Molluskenklassen anführen, die einen ähnlichen Zusammenhang erkennen lassen (BANDEL 1982). Das entwertet Aussagen, wie etwa: zwei symmetrische Muskelnarben reflektieren das Fehlen der Torsion bei Bellerophontiden (u. a. DZIK 1981); ringförmige oder serielle Muskelnarben in einer napfförmigen Schale bezeugen, daß ein Monoplacophor dieses Gehäuse trug (u. a. RUNNEGAR & JELL 1976); serielle Muskelansatznarben an einem Fossil

belegen, daß sich hier Reste einer ursprünglichen Segmentation ihres Produzenten widerspiegeln (u. a. GÖTTING 1980); eine Verlagerung von Muskelnarben aus symmetrischer in unsymmetrische Lage zeichne den Verlauf der Evolution der Torsion und damit der Entwicklung der Gastropoden nach (RUNNEGAR 1981).

Das eine Merkmal der Körpertorsion, welches Gastropoden von anderen Molluskenklassen unterscheidet, könnte sich in der Evolutionsgeschichte sehr gut zu verschiedenen Zeiten wiederholt herausgebildet haben. Diese Möglichkeit einer zeitlich verschobenen Wiederholung eines Charakters, der in der Systematik als basal für die Beschreibung einer Klasse angesehen wird, erschwert es, ein HENNIGSches Cladogram für Gastropoden und Mollusken ganz allgemein aufzustellen. Ein Hinweis für die Mehrfachentwicklung der Gastropoden von nicht tordi-erten Vorfahren ist in dem Fehlen einer Larvalschale bei Archaeogastropoden zu sehen. Alle anderen Gastropoden, inklusive Neritaceen, können eine solche Larvalschale aufweisen.

Der Unterschied ist darauf zurückzuführen, daß eine echte Larve mit vom Adultus unterschiedener Nahrungsaufnahme bei Archaeogastropoden nicht auftritt. Dieser Umstand liefert uns ein Unterscheidungsmerkmal, welches es ermöglichen sollte, das Durcheinander in der Gliederung fossiler Gastropoden allmählich zu beseitigen. In allen noch heute benutzten Gliederungen verschwinden rezente Familien in der Regel irgendwo im Mesozoikum und werden durch systematische Einheiten abgelöst, von denen die Bearbeiter nicht zu sagen vermögen, ob es sich um einen Archaeo-, Meso- oder Neogastropoden handelt oder ob gar ein Opisthobranchier oder Pulmonat vorliegt. Bei den rezenten Gastropoden genügt hier zumeist schon ein Blick auf die Radula, die allerdings bei fossilen Schnecken in noch keinem Fall beschrieben wurde.

Durch die Bearbeitung der Embryonalgehäuse (BANDEL 1975; siehe hier weitere Literatur) und der Larvalgehäuse (BANDEL 1982; siehe hier weitere Literatur) haben wir nun ein Instrument in der Hand, mit welchem sich höhere Gastropoden mit freiem Larvalstadium zu zweifelsfrei von Archaeogastropoden trennen und auch untereinander gliedern lassen (Abb. 11).

Eine direkte Anwendung dieser am rezenten Material erarbeiteten Methode soll an drei Beispielen aus dem fossilen Bereich verdeutlicht werden. In den sogenannten Schneckenstinksteinen der Posidonienschiefer des Lias epsilon kommen kleine Gehäuse vor, von denen QUENSTEDT (1858) annahm, daß ihre Produzenten sich von Aas ernährten. Dem folgten Bearbeiter dieser interessanten Sedimente (z. B. KAUFFMANN 1981) bis in unsere Zeit. Es zeigt sich aber, daß es sich bei diesen Schnecken weder um Archaeogastropoden der Gattung *Euomphalus* handelt, noch um benthonische Tiere, sondern daß vielmehr ein Mesogastropod vorliegt, der zudem den rezenten Heteropoden verwandt ist und wie diese eine planktonische Lebensweise besaß (BANDEL & KNITTER 1982).

Einige den Naticiden zugerechnete mitteltriassische Schneckengehäuse der Dolomiten erwiesen sich aufgrund der typischen Primärschale als Archaeogastropoden. Das ändert die Deutung der Lebensweise dieser fossilen Tiere. Es handelt sich nicht um räuberische Naticiden, die in unbekannter Tiefenstufe eingegraben lebten und Molluskenschalen anbohrten, sondern um Phasianelliden, die Hartsubstrate und Rasen kleinwüchsiger Algen in durchlichtetem Wasser bewohnt und beweidet haben dürften.

Eine häufige Schnecke aus Konkretionen des Mittelkarbons des Nordrandes des Rheinischen Schiefergebirges (Wuppertal) würde man als einen Vertreter der im Perm ausgestorbenen Familie Subulitidae bestimmen müssen. Die Begleitfauna und die Sedimentstrukturen legen nahe, daß es sich nicht um ein benthonisches Tier gehandelt haben kann. Aus dem etwas heterotrophen Charakter der ersten Gehäusewindungen und der generellen Gestalt der Schale läßt sich vielmehr eine Verwandtschaft zu den rezenten Janthiniden vermuten, einer Gruppe von Mesogastropoden, die an selbstproduzierten Schaumflößen frei im Meer treiben und hier planktonische Tiere erbeuten.

Das Studium rezenter Gehäuse zeigt, daß die Innenoberfläche nicht nur die Gewebeansatz-

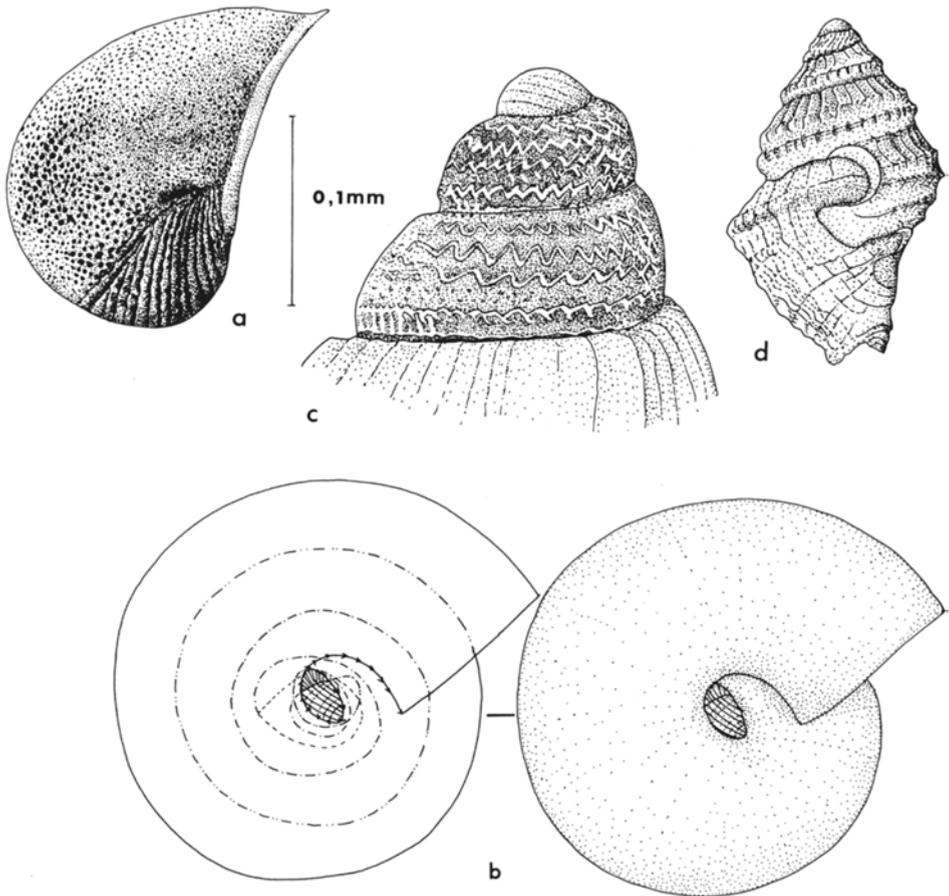


Abb. 11. a) Das frühontogenetische Gehäuse von *Fissurella* und Archaeogastropoden allgemein unterscheidet sich stark von dem einer *Smaragdia* (b) und allen Neritaceen. (Die unterbrochene Spirallinie auf der linken Seite bezeichnet die überdeckte Windung.) Die Gehäuse von Mesogastropoden (c *Alvania*) und Neogastropoden (d *Thais*) mit freier Larvalphase unterscheiden sich wiederum stark von Neritaceen mit ähnlicher Entwicklung.

Fig. 11. a) The early ontogenetic conch of *Fissurella* and archaeogastropods in general is clearly differentiated from that of a *Smaragdia* (b) and neritaceans in general. (Interrupted spiral line at the left side shows the outline of the covered whorl.) Conchs of mesogastropods (c *Alvania*) and neogastropods (d *Thais*) with a larval free phase are clearly differentiated from those of neritaceans with a similar mode of development.

stellen erkennen läßt, sondern durch Septen und Schalenanlagerungen in seiner Gestalt zudem stark von der Außenschale abweichen kann. Steinkerne von flach trochospiralgigen Schnecken sind in der Regel nicht von Steinkernen zu unterscheiden, die durch Ausprägung des Innenraumes aufgerollter Wurmrohre entstehen können, etwa denen der rezent wie fossil sehr häufigen Spirorbiden. In diesem Lichte sollte man auch die winzigen Steinkerne bewerten, die die Existenz der Gastropoden schon im Unterkambrium belegen sollen.

Das problematische mittelkambrische Fossil *Yochelcionella* wird von POJETA (1980) als Vorvater der Cephalopoden verstanden (Abb. 2). Ein schnorchelartiges Rohr auf der konkaven Ge-

häusesseite soll hier bei aufeinanderfolgenden Arten allmählich zum Apex der tütenförmigen Schale vorrücken und schließlich ins Gehäuse hineinrücken und dort den Siphon bilden.

Falls *Yochelcionella* tatsächlich von einem Mollusk gebildet wurde, so entstand das Rohr am Mantelrand. Es wurde also folglich vom Mantelrand ausgeschieden und war später von einer Falte des Mantels ausgefüllt, etwa so, wie es bei rezenten Fissurelliden zu beobachten ist. Niemals kann aus einem solchen Gebilde die Verlängerung des Eingeweidessacks entstehen, die den Siphon der rezenten Gattungen *Nautilus* und *Spirula* bildet und auch eine vergleichbare Struktur bei fossilen Cephalopoden darstellte. Hier ist ein, vom rezenten Material her gesehen, unüberbrückbarer Gedankensprung vollzogen worden, in dessen Verlauf aus einem Mantelsaum ein Eingeweidessack-Fortsatz wird.

Glaubhafter erscheint die Herleitung der Cephalopoden von gekammerten Vorcephalopoden (Helcionellaceen), wie sie von YOCHELSON, FLOWER & WEBERS (1973) vorgeschlagen wurde (Abb. 12). Sicher ist auf jeden Fall, daß die ältesten Cephalopoden eine Außenschale hatten, während heute nur noch *Nautilus* eine solche besitzt und alle anderen eine Innenschale oder nur noch kleine Schalenrudimente besitzen.

Bei der Herleitung der endocochleaten Cephalopoden sind besonders die Bactriten, und unter ihnen die karbonischen, in Verdacht geraten, daß sie die Vorfahren gestellt hätten, so, wie die unterdevonischen Bactriten mit den Ammoniten in Verbindung gebracht wurden, besonders durch die Studien SCHINDEWOLFS (1932) und ERBENS (1966).

JELETZKY (1966) hat in seiner umfangreichen Arbeit über die fossilen Coleoiden diese Vorstellungen wiederholt und vertreten. Die Biologen haben aus der rezenten Fauna heraus einen Stammbaum konstruiert, der heute reich verästelt auf einen monophyletischen Ursprung der coleoiden Cephalopoden hinweist. Doch ist es wirklich so?

Neue Fossilfunde, die Herr Prof. STÜRMER im Hunsrück machte, weisen in eine andere Richtung. Die Bearbeitung dieser Fossilien ergab, daß es schon vor dem Auftreten der ersten Bactriten Coleoide gab (BANDEL et al. 1983). Außerdem lebten im Meer der Unterdevonzeit im Raume des Hunsrück bereits mindestens drei ganz unterschiedliche Typen coleoider Cephalopoden, deren Gehäuse eine unterschiedliche Funktion zu erfüllen hatten (Abb. 13). Im Falle von *Protoaulacoceras* handelte es sich um eine Art mit Rostrum, ganz ähnlich dem der karbonischen bis triassischen Aulacoceratiden. Im Falle von *Boletzkyia* ist eine Gattung vertreten, die während ihrer Ontogenese den Wechsel von einem orthocerasähnlichen Jungtier mit regelmäßig gekammertem Phragmocon und verkalkter Schale zu einem Adulttier mit sehr kurzem Phragmocon und im wesentlichen unverkalkter organischer Schale mit drei Kielen durchlief. Bei *Naefiteuthis* besitzen wir eine Form, deren gekammerte Schülupflinge sehr rasch schon nach dem Schlüpfen

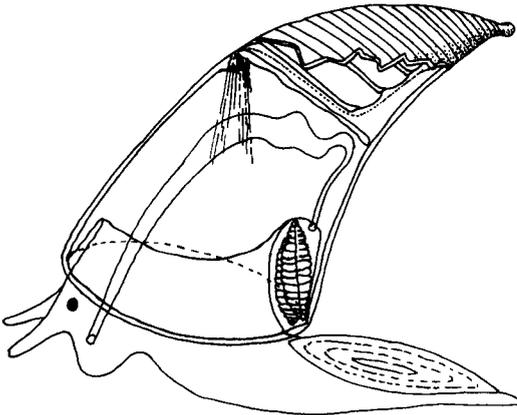


Abb. 12. Modell des ersten Cephalopoden von YOCHELSON et al. (1973), umgezeichnet von BANDEL (1982).

Fig. 12. Modell of the first cephalopod developed by YOCHELSON et al. (1973) and modified by BANDEL (1982).

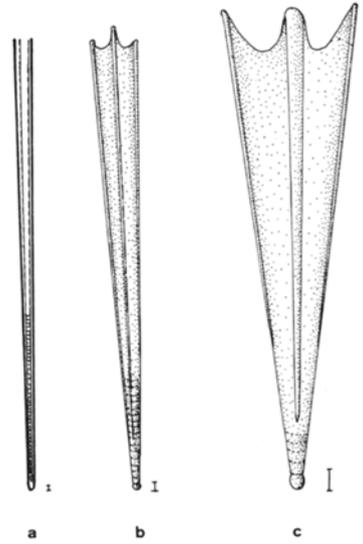


Abb. 13. Gehäuse unterdevonischer Coleoiden der Gattungen a) *Protoaulacoceras*, b) *Boletzkyia* und c) *Naefiteuthis* (umgezeichnet nach BANDEL et al. 1983). Maßstab = 1 mm.

Fig. 13. Conchs of Lower Devonian coleoid cephalopods belonging to the genera a) *Protoaulacoceras*, b) *Boletzkyia*, and c) *Naefiteuthis* (redrawn from BANDEL et al. 1983). Scale = 1 mm.

eine schulpähnliche Gestalt des Gehäuses erwerben, ganz ähnlich denjenigen rezenten Coleoiden, deren Gladius am Ende noch ein Tütchen aufweist.

All dies muß in naher Zukunft dazu führen, daß der Stammbaum der Cephalopoden neu durchdacht wird. Es erscheint sehr gut möglich, daß die Tintenfische polyphyletisch entstanden sind, und es spricht auch immer noch viel dafür, daß die Belemniten sich von karbonischen oder oberdevonischen Bacriten herleiten (BANDEL et al. im Druck).

Literatur

- BANDEL, K. (1975): Embryonalgehäuse karibischer Meso- und Neogastropoden (Mollusken). – Abh. Akad. Wiss. Lit., math.-naturwiss. Kl. 1975/1: 1–133; Wiesbaden.
- (1981): Struktur der Molluskenschale im Hinblick auf ihre Funktion. – Paläont. Kursbücher, 1: 25–48; München.
- (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. – Facies, 7: 1–198; Erlangen.
- BANDEL, K.; ENGESER, T. & REITNER, J. (1984): Bildung des frühontogenetischen Gehäuses bei *Hibolites* (Belemniten, Cephalopoden). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh.; Stuttgart. [Im Druck]
- BANDEL, K. & KNITTER, H. (1982): Litho- und biofazielle Untersuchungen eines Posidonien-schieferprofils in Oberfranken. – Geol. Bl. NO-Bayern, im Druck; Erlangen.
- BANDEL, K.; REITNER, J. & STÜRMER, W. (1983): Coleoids from the Lower Devonian Black Slate (»Hunsrück-Schiefer«) of the Hunsrück (West Germany). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 165: 327–507; Stuttgart.
- BLIND, W. (1969): Die systematische Stellung der Tentakuliten. – Palaeontographica Abt. A, 133: 101–145; Stuttgart.
- BONIK, K.; GRASSHOFF, M.; GUTMANN, W. F. & KLEIN-RÖDDER, R. (1977): Die Evolution der Tintenfische, ein Entwurf für das Schaumuseum. – Natur und Museum, 107 (8): 244–250; Frankfurt a. M.
- CARTER, J. G. & TEVESZ, M. J. S. (1978): The shell structure of a Middle Devonian (Hamilton Group) bivalve fauna from central New York. – J. Paleont., 52: 859–880; Tulsa.

- DZIK, J. (1978): Larval development of hyolithids. – *Lethaia*, **11**: 293–299; Stockholm.
- (1980): Ontogeny of *Bactrotheca* and related hyoliths. – *Geologiska Föreningens i Stockholm Förh.*, **102**: 223–233; Stockholm.
- (1981): Larval development, musculature, and relationships of *Sinuuitopsis* and related Baltic bellerophonids. – *Norsk Geol. Tidsskr.*, **61**: 111–121; Oslo.
- (1981): Origin of the cephalopoda. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **26** (2): 161–191; Warschau.
- DULLO, W.-CHR. (1983): Der miozäne Leithakalk der zentralen Paratethys Österreichs: Ein Beispiel für Faunenverschiebungen durch Diageneseunterschiede. – *Facies*, **8**, im Druck; Erlangen.
- ERBEN, H. K. (1966): Über den Ursprung der Ammonoidea. – *Biol. Rev.*, **41**: 641–658; London.
- GÖTTING, K. J. (1974): Malakozoologie. 1–320; Stuttgart (G. Fischer).
- (1980): Argumente für die Deszendenz der Mollusken von metameren Antezedenten. – *Zool. Jb. Anal.*, **103**: 211–218; Jena.
- GLAESSNER, M. F. (1975): Early Phanerozoic annelid worms and their geological and biological significance. – *Geol. Soc. J.*, **132** (3): 259–275; London.
- GUTMANN, W. F. (1974): Die Evolution der Mollusken-Konstruktion: ein phylogenetisches Modell. – In: SCHÄFER, W. (Ed.): Aufsätze und Reden. *Senckenberg. naturforsch. Ges.*, **25**: 1–84; Frankfurt a. M.
- JELETZKY, J. A. (1966): Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. – *Univ. Kansas Paleont. Contr.*, *Mollusca art.*, **7**: 1–162; Lawrence.
- KAUFFMAN, E. G. (1981): Ecological Reappraisal of the German Posidonienschiefer (Toarcian) and the Stagnant Basin Model. – In: GRAY, J. et al. (Eds.): *Communities of the Past*, 311–381; Stroudsburg/Penn.
- MAREK, L. (1974): New Lower Ordovician hyolithid genera. – *Vestník Ustredniho ustavu geol.*, **49**: 287–291; Prag.
- (1975): The discovery of a new hyolithid fauna in the Middle Cambrian of Bohemia. – *Bohemia centralis*, **4**: 64–71; Prag.
- (1976): The distribution of the Mediterranean Ordovician Hyolitha. In: BASSETT, M. G. (Ed.): *The Ordovician System*, 491–499; Cardiff.
- MAREK, L. & YOCHELSON, E. L. (1976): Aspects of the biology of Hyolitha (Mollusca). – *Lethaia*, **9**: 65–82, Oslo.
- MÜLLER, A. H. (1963): Kammerung in Serpulidenröhren (Annelida, Polycharta) der oberen Kreide. – *Geologie*, **12**: 1194–1204; Berlin.
- POJETA, J. (1980): Molluscan Phylogeny. – *Tulane Studies in Geol. and Paleont.*, **16**: 55–80.
- QUENSTEDT, F. A. (1858): *Der Jura*. 842 S.; Tübingen.
- RUNNEGAR, B. (1981): Muscle scars, shell form and torsion in Cambrian and Ordovician univalved molluscs. – *Lethaia*, **14**: 311–322; Oslo.
- RUNNEGAR, B.; POJETA, J.; MORRIS, N. J.; TAYLOR, J. D.; TAYLOR, M. E. & McCLUNG, G. (1975): Biology of the Hyolitha. – *Lethaia*, **8**: 181–191; Oslo.
- RUNNEGAR, B. & JELL, P. (1976): Australian Middle Cambrian Molluscs and their bearing on early molluscan evolution. – *Alcheringa*, **1**: 109–138; Northfield S. A.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1969): Solenogastres und Caudofoveata (Mollusca, Aculifera): Organisation und phylogenetische Bedeutung. – *Malacologia*, **9**: 191–216; Ann Arbor.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1932): Zur Stammesgeschichte der Ammonoiten. – *Paläont. Z.*, **14**: 164–181; Berlin.
- (1934): Bau und systematische Stellung der Gattung *Volborthella* SCHM. – *Paläont. Z.*, **16**: 170–197; Berlin.
- YOCHELSON, E. L. (1977): Agmata, a proposed extinct phylum of Cambrian age. – *J. Paleont.*, **51**: 437–454; Tulsa.
- (1978): An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient mollusks. – *Malacologia*, **17**: 165–191; Ann Arbor.
- YOCHELSON, E. L.; FLOWER, R. H. & WEBERS, G. F. (1973): The bearing of the new Late Cambrian genus *Knighthoconus* (Mollusca: Monoplacophora) upon the origin of the Cephalopoda. – *Lethaia*, **6**: 275–310; Oslo.

Eingang des Manuskripts bei der Schriftleitung am 5. 3. 1983.